©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (ČSSR)

Chalicotherium grande (Blv.)

Von H. Zapfe*)

Mit 3 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 25. Juni 1976)

Einleitung

Diese Wirbeltierfauna, über die schon 1949 erstmalig berichtet wurde (Zapfe 1949), ist neben den bedeutenden Skelettfunden von *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* (Zapfe 1960) durch die ganz außergewöhnliche Häufigkeit des Ankylopoden *Chalicotherium grande* ausgezeichnet. Gerade dieses dominierende Faunenelement unterscheidet diese Fauna von anderen ähnlichen geologischen Alters. Da der Druck einer nunmehr abgeschlossenen monographischen Bearbeitung dieses Materials noch einige Zeit erfordern wird, sollen hier die wichtigsten Ergebnisse kurz bekannt gemacht werden. Es wird aber nicht möglich sein, für alle Ergebnisse in dieser Kurzfassung eine ausführliche Begründung zu geben. Diese muß der endgültigen, mit ausreichenden Abbildungen versehenen Publikation vorbehalten bleiben.

Die Lage und geologischen Verhältnisse des Fundpunktes wurden schon in früheren Arbeiten dargestellt (Zapfe 1949, 1953, 1960). Die Funde stammen aus dem Jahrzehnt vor dem Krieg. Der Steinbruch, in dem die Spaltenfüllung aufgeschlossen war, an der Bahnstrecke nach Preßburg (Bratislava), ist stillgelegt, besteht aber noch als Aufschluß. Die stratigraphische Nomenklatur für das Jungtertiär im Wiener Becken hat sich zwar geändert, an der Einstufung des Spalteninhaltes in das Mittel-Miozän, nunmehr in das jüngere Karpatien, will der Verfasser aber auch jetzt noch festhalten (vgl. auch Steininger & Rabeder, 1975, S. 181; Steininger, Rögl & Martini, 1976, Tab. 1).

*) Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. H. Zapfe, Paläontologisches Institut der Universität. Universitätsstraße 7, A-1010 Wien I.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über verschiedene systematische Gruppen dieser Fauna wurde schon berichtet (ZAPFE, 1950a, b, 1951, 1952, 1954, 1958, 1970; SCHAUB & ZAPFE, 1953; ZAPFE & HÜRZELER, 1957; WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, 1955; HERRE 1955; ESTES, 1969). Einige Gruppen sind noch unbearbeitet.

Chalicotherium grande umfaßt das mengenmäßig weitaus größte Material von mindestens 1500 Einzelobjekten. Es wird in den Naturhistorischen Museen in Wien und Basel aufbewahrt. Splitterbestände befinden sich in Privatbesitz und im Paläontologischen Institut der Universität in Wien (Coll. WEINFURTER und RITTER-GULDER). Die Mindestzahl der Individuen beträgt aufgrund der Gebißreste ca. 60. Die obigen Zahlen beleuchten die Basis, auf der die folgenden Untersuchungs-Ergebnisse beruhen. Das Dauer- und Milchgebiß ist vollständig bekannt. Der Schädel ist nur durch Fragmente belegt. Das postcraniale Skelett ist durch sehr zahlreiche Knochen repräsentiert. Wo einzelne Elemente nicht vollständig erhalten sind (Radius, Ulna, Becken), konnte durch Studium des bekannten Skelettes und des Materiales aus Sansan ergänzende Information erlangt werden (vgl. CHAVANON, 1962). Der Verfasser erlaubt sich, den Herren Prof. Dr. P. LEHMAN und Dr. L. GINSBURG am Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris für die liebenswürdige Förderung seiner Arbeit während zwei Studienaufenthalten verbindlichst zu danken. Für jahrelang gewährte Gastfreundschaft in seiner Sammlung und großzügig gewährte Benützung des osteologischen Materials sei Herrn wiss. O. Rat Dipl.-Ing. Dr. K. BAUER, Vorstand der Säugetierabteilung am Naturhistorischen Museum in Wien, gedankt. Der Dank des Verfassers gilt ferner auch den Vorständen der Osteologischen Abteilung am Naturhistorischen Museum in Basel, Dr. J. HÜRZELER und Dr. H. SCHAEFER, für die oftmalige gastliche Aufnahme an diesem Institut und vielfache Unterstützung. Nicht zuletzt aber ist der durch eineinhalb Jahrzehnte sich erstreckenden künstlerischen Arbeit des Herrn O. GARRAUX (Basel) bei der Illustration der vorbereiteten Monographie dankbarst zu gedenken. Besonderen Dank schuldet der Verf. Herrn Dr. H. SCHAEFER für die Erlaubnis die an seiner Abteilung von Präparator D. OPPLIGER künstlerisch ausgeführte plastische Rekonstruktion (Abb. 2) hier abbilden zu können.

Ergebnisse der Odontologie und Osteologie

Dauergebiß: Der bunoselenodonte, brachyodonte Bau der oberen Molaren ist seit langem bekannt. Der Aufbau der unteren Molaren aus zwei halbmondförmigen Jochen ist bei Huftieren

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

vielfach ausgebildet. *Chalicotherium grande* hatte im Oberkiefer weder Inzisiven noch Canine. Die unteren Inzisiven haben abgerundete, bisweilen kugelige Kronen, waren funktionslos und zeigen nie Spuren einer Usur. Ihre Zahl betrug 3 (?), scheint aber nicht ganz konstant gewesen zu sein. Die unteren Eckzähne waren ebenfalls funktionslos und trugen eine kegelige, seitlich komprimierte Krone, die niemals Spuren der Abkauung aufweist. Die

$$\text{Zahnformel ist } \frac{0 \quad 0\ 3\ 3}{3(?)\ 1\ 3\ 3}$$

Milchgebiß. Das Milchgebiß ist gut belegt und vollständig bekannt. Die D^3 und D^4 haben ähnlichen Bau wie die Dauermolaren und viereckigen Umriß. Die D_3 und D_4 bestehen, wie im Dauergebiß, aus zwei Halbmonden. Die Milchinzisiven haben sehr kleine kugelige Kronen. Die Zahnformel des Milchgebisses

$$\text{ist } \frac{0 \quad 0 \quad 3\,D}{3\,(?)\,DI \quad 1\,DC \quad 3\,D}$$

Schädel. Von den erhaltenen Schädelbruchstücken sind die Gehörregion und das Hinterhaupt besonders bemerkenswert. In der Gehörregion ist das Vorhandensein eines Canalis caroticus auffällig*) und ein bei Huftieren sehr seltenes Verhalten. Er fehlt z. B. auch bei *Eomoropus* (VAN DER KLAAUW, 1931, S. 323—324). Der Incus konnte in einem Falle frei präpariert werden. Soweit seine Form Vergleiche gestattet, weicht er von Perissodactyla (Pferd, Tapir, Nashorn) erheblich ab und erinnert eher an die Verhältnisse mancher Paarhufer (etwa *Bos*). Erschwerend bei diesem Vergleich ist die mangelnde Kenntnis über die Ossicula auditus fossiler Huftiere (DORAN, 1876). Das Hinterhaupt gestattet die Messung des Occiput-Winkels (ca. 92°). Unter Zugrundelegung der Untersuchungen von ZEUNER (1935) über die Schädelhaltung der Nashörner, ergibt sich für *Ch. grande* eine etwa waagrechte Schädelhaltung, was nach ZEUNER auf Waldbiotop und Laubnahrung hinweist. — Die plumpe Form und die nach hinten beträchtlich zunehmende Höhe des Corpus mandibulae wird im Vergleich mit schizotheriinen Chalicotheriiden und anderen Huftieren als abgeleitet angesehen (vgl. die besonders plumpe Mandibel bei *Ch. goldfussi* KAUP des Pannonien [SCHAEFER & ZAPFE, 1971, Abb. 3]).

*) Der Verf. verdankt die Topographie der Gehörregion Herrn Doz. Dr. W. FIRBAS (I. Anatomisches Institut der Universität in Wien).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wirbelsäule. Es sind Wirbel aller Regionen erhalten. Von den Halswirbeln ist auch die Ontogenese belegt. Die eigenartige Reduktion der Wirbelkörper der Halswirbel ist lange bekannt und hat zu verschiedenen Überlegungen Anlaß gegeben. Abel (1920, S. 60) hat aus der eigenartigen Form der Halswirbel mit breiten Zygapophysen und reduzierten Centra auf eine besondere Beanspruchung der Halswirbelsäule durch den Stoß beim Wühlen der Schnauze im Boden geschlossen. Schaub (1943, S. 5) hat hingegen darauf hingewiesen, daß die Reduktion der Centra das Gegenteil beweise und die Entwicklung des dorsalen Teiles der Halswirbel auf kräftige Extensoren-Muskulatur und vorwiegend aufrechte Haltung hinweise. Dieser Auffassung entsprechen auch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung. Nicht zuletzt sprechen auch die großen und breiten Centra der Lendenwirbel für eine starke Belastung dieser Region bei einer oft geübten Aufrichtung der Wirbelsäule (vgl. Abb. 1). In der Morphologie der Wirbelsäule besteht viele Ähnlichkeit mit *Moropus*. Die Lendenwirbel von *Moropus* zeigen aber nicht die relative Verbreiterung und Verkürzung der Wirbelkörper, wie bei *Chalicotherium*. Es wird dieser Unterschied durch die verschiedene Körperhaltung – bei *Moropus* typisch quadruped – erklärt.

Rippen. Sind weniger verbreitert als bei den meisten Huftieren.

Scapula. Soweit erhalten, in der breiten Form der Fossa glenoidalis einige Ähnlichkeiten mit Brontotheriiden, jedoch nicht mit *Moropus* und rezenten Huftieren.

Sternum. Zumindest teilweise dorso-ventral abgeflacht und von rezenten und fossilen Perissodactyla verschieden.

Becken. Nur durch zahlreiche Bruchstücke, bes. Ischia belegt. Wie das Skelett aus Sansan zeigt (Chavanon, 1962, Taf. 79) erinnerte der eingezogene Oberrand der Darmbeinschaufeln an andere Unpaarhufer bes. Pferde.

Die zahlreichen Ischia, deren Ontogenese vom frühjuvenilen Stadium an belegt ist, fallen durch ein großes Tuber ischiadicum auf. Gerade dieses Merkmal fehlt anderen verglichenen Perissodactylen (auch *Moropus*) und läßt sich mit den Verhältnissen am Becken der Bären vergleichen. Es berechtigt zur Vermutung, daß sich *Chalicotherium* sitzend aufrichten konnte. In der Ontogenese der vorhandenen Beckenteile ist keine wesentliche Veränderung zu beobachten.

Humerus. Der lange Humerus erinnert mit seiner relativ schlanken Gestalt, dem abgeflachten distalen Ende und den

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tubercula, die vom Caput überragt werden, eher an *Bradypus*, manche anthropomorphe Primaten, auch an Bären, als an die quadrupeden Huftiere. Die Form dieses Knochens legt auf den ersten Blick die Vermutung nahe, daß *Chalicotherium* seine Vorderextremität anders verwendete als ein quadrupedes Huftier. Mit *Moropus* und *Ancylotherium* sind einige Ähnlichkeiten vorhanden, doch zeigen diese im Humerus eindeutige Merkmale quadrupeder Läufer. — Die Ontogenese des Humerus von Chalicotherium berechtigt zu der Annahme, daß die Verlängerung dieses Knochens eine phylogenetisch späte Spezialisation darstellt.

Radius. Der schlanke, sehr lange Radius ist durch eine Torsion um 90° gekennzeichnet. Da sowohl die proximale, wie die distale Gelenkfläche länglichen Umriß haben, ist diese Drehung deutlich erkennbar. Wesentlich ist ferner, daß die distalen Epiphysen von Radius und Ulna im adulten Stadium koossifiziert bzw. unbeweglich verbunden sind, während proximal diese Koossifikation nicht stattfindet. Diese Drehung des Unterarmes bewirkt, daß die Hand nur mit der dorsalen Seite nach außen gekehrt aufgesetzt werden konnte. Ein normales Schreiten war damit ausgeschlossen (vgl. S. 104). Diese Form des Radius ist in ihrer Gesamtheit und vielen Details von allen anderen Huftieren verschieden. Auch *Moropus* und *Ancylotherium* zeigen in der Form dieses Knochens mehr Ähnlichkeit mit quadrupeden Huftieren. Entfernte Anklänge an die Form bei *Bradypus*, Raubtieren und manchen Primaten weisen auf eine andere Funktion der Vorderextremität von *Chalicotherium* als die bloße Fortbewegung. Die Ontogenese des Radius zeigt Proportionsänderungen und geringere Torsion, frühjuvenil nur etwa 60° (vgl. Humerus).

Ulna. Dieser Knochen ist durch zahlreiche proximale Gelenkenden und Schaftfragmente belegt. Proximal ist das kurze klobige Olecranon und die durch den ausladenden Processus coronoides medialis bedingte transversale Breite des Gelenkes bemerkenswert. Der Radius paßt in eine breite Incisura radialis und war gegenüber der Ulna kaum beweglich. Der schlanke Schaft liegt großteils dem Radius eng an und ein Spatium interosseum kann — wenn überhaupt vorhanden — nur sehr gering gewesen sein. Die distale Epiphyse, von viereckigem Querschnitt, war meist mit dem Radius koossifiziert. Diese Verbindung bestand auch bei *Moropus* und *Ancylotherium* und anderen Perissodactyla (z. B. Tapir). Entsprechend der bedeutenden Länge des Radius war auch der Schaft der Ulna lang und schlank. Der Unterarm war ein langer

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Extremitäten-Abschnitt im Skelett von *Chalicotherium* (vgl. Abb. 1). In der geringen Ausbildung des Olecranon unterscheidet sich *Chalicotherium* vom normalen Typus quadrupeder Huftiere, auch von *Moropus* und *Ancylotherium*.

Carpus. Die sehr festen Knochen der Handwurzel sind zahlreich belegt. In der Mehrzahl zeigen sie eine entfernte Ähnlichkeit mit jenen der schizotheriinen Chalicotheriiden, haben aber keine Entsprechungen unter anderen Perissodactylen. Nur das Scaphoid zeigt auch Ähnlichkeit mit Brontotheriiden. Das kugelige Pisiforme steht unter den Perissodactylen isoliert, ist auch von jenem der Schizotheriinen durchaus verschieden und zeigt eher Anklänge an die Form mancher Paarhufer.

Metacarpus. Auch durch individuell zusammengehörige Serien (Mc II, III, IV) gut belegt. Eine gewisse Ähnlichkeit der Metacarpalia mit jenen von *Moropus* (bes. Mc II) ist vorhanden. Durchaus verschieden ist aber der Metacarpus von *Ancylotherium*, und es besteht auch keine Verwandschaft zu den Verhältnissen anderer Perissodactyla. Das gegenseitige Längenverhältnis der Metacarpalia von *Chalicotherium* ist ganz eigenartig und alleinstehend. Die Länge der Mittelhandknochen nimmt von medial nach lateral zu; Mc II ist das kürzeste, Mc IV das längste Metacarpale. Alle bekannten schizotheriinen Chalicotheriiden haben dagegen den Mittelstrahl (Mc III) als längsten und zeigen damit das normale Verhalten der Perissodactylen (*Moropus*, *Ancylotherium*, *Schizotherium*). Ein frühjuveniler Metacarpus von *Chalicotherium* zeigt dasselbe Längenverhältnis, wie im adulten Stadium. Man darf daher annehmen, daß dieses eigenartige Längenverhältnis auch eine stammesgeschichtlich frühe Erwerbung darstellt.

Phalangen der Hand. Durch ein umfangreiches Material belegt. Aufgrund charakteristischer Asymmetrien und Proportionen ist es möglich, alle Phalangen topographisch zu bestimmen (z. B. Grund- und Mittelphalangen lateral höher als medial). Phalangen der Hand u. a. durch bedeutendere Größe von jenen des Fußes unterschieden. Die Phalangen des Mittelstrahles sind relativ groß, die Endphalanx III ist die größte der Endphalangen. Bei Schizotheriinen ist dagegen Endphalanx II die größte. — Die Dimensionen der Phalangen gleichen teilweise das eigenartige Längenverhältnis der Mittelhandknochen aus. Die für Chalicotheriiden kennzeichnende tief gespaltene Klauenform der Endphalangen ist in der Hand von *Chalicotherium* extrem entwickelt. Die flachen und hohen „Klauen" von *Chalicotherium* sind von jenen der Schizotheriinen, trotz grundsätzlicher Ähnlichkeiten,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

deutlich verschieden. Der lange dorsale Fortsatz der proximalen Gelenkfläche umgreift von oben weit die Mittelphalanx.

Bau und Funktion der Vorderextremität. Die Form des proximalen Endes des Humerus macht eine beträchtliche Exkursionsfähigkeit im Schultergelenk wahrscheinlich. Neben der bedeutenden Verlängerung ist vor allem die Torsion des Radius und damit des ganzen Unterarmes für den Bau der Extremität maßgebend. Die Drehung um etwa 90° bewirkt, daß die ganze Hand in einer Stellung mit dem Handrücken nach außen fixiert war. Bei Rekonstruktionsversuchen erwies es sich deshalb als unmöglich, die Hand zu normaler schreitender Bewegung volar dem Boden aufzusetzen. Sie konnte nur mit eingeschlagenen Endphalangen mit deren Dorsalseite, dem Boden aufgesetzt werden, wobei nur die Endphalangen des III. und IV Strahles den Boden berühren konnten (Abb. 1). Grundsätzlich liegt daher wohl etwas entfernt Ähnliches wie das knuckle-walking großer Menschenaffen vor, ist im einzelnen davon aber doch verschieden. Diese Stellung zeigt die Skelett-Rekonstruktion Abb. 1. Daneben kann wohl auch eine Fortbewegung mit geknickter Vorderextremität möglich gewesen sein, wobei die Hand nur mit der Außenkante des IV. Strahles den Boden berühren konnte. Neben der wohl sehr unbeholfenen Fortbewegung hatte die Vorderextremität mit den sehr großen Klauen offenbar auch eine „Hakenfunktion" zum Heranziehen der Nahrung. Das Schultergelenk ermöglichte dabei auch eine greifende Bewegung nach oben.

Femur. Das im Gegensatz zum Humerus kurze gedrungene Femur ist gekennzeichnet durch ein den Trochanter meist überragendes halbkugeliges Caput, den breit abgeflachten stabförmigen Schaft ohne Troch. minor und tertius und durch das breite Distalende mit großer flacher Facies patellaris. Anstelle des Troch. minor und tertius befinden sich nur rauhe Insertionsflächen. Am Caput fehlt die Grube für ein Ligamentum teres. Von anderen Chalicotheriiden ist nur das Femur von *Moropus* bekannt. Dieses zeigt durchaus Merkmale quadrupeder Läufer: der Troch. maior überragt das Caput, Troch. minor und tertius sind ausgebildet. Das Femur anderer Perissodactyla und Paarhufer ist ebenfalls durchaus verschieden und nur das Fehlen des Troch. tertius ist mit Artiodactylen gemeinsam. Ähnlichkeiten mit anderen Säugetieren sind größer, je weiter diese vom Typus des quadrupeden Läufers abweichen. Entfernte Ähnlichkeiten sind mit großen Bären erkennbar, während z. B. das Femur des Berggorilla oder von Bradypus näher vergleichbar sind. Der Troch. tertius fehlt

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bei *Chalicotherium* in der gesamten vom frühjuvenilen Stadium an bekannten Ontogenese. Das berechtigt zur Annahme, daß hier ein ursprüngliches Verhalten vorliegt. In seiner Gesamtheit macht das wuchtige Femur den Eindruck, daß es eine große Körperlast getragen hat.

Patella. Dieser reichlich belegte Knochen ist ungewöhnlich breit und von der Form anderer Huftiere weit abweichend. Entfernt vergleichbar sind manche Carnivoren, näher aber Anthropomorphe und auch *Bradypus*.

Tibia. Der wuchtigste Knochen des Extremitätenskelettes erinnert an eine extrem plumpe Höhlenbären-Tibia. Der kurze Schaft zeigt eine starke Torsion. Das proximale Ende des Knochens ist in medio-lateraler Dimension sehr verbreitert und in sagittaler Richtung abgeflacht. Gegen die Mitte verjüngt sich der Schaft und verbreitert sich wieder gegen distal. Die medio-laterale Verbreiterung des distalen Endes entspricht der eigenartig langgestreckten Rollenform des Astragalus (s. unten). Mit der Fibula findet nicht selten Koossifikation statt. — Die Tibia von *Chalicotherium* hat unter Huftieren keine Entsprechung. Hinsichtlich der Verkürzung mag vielleicht ein Vergleich mit „Teleoceratinen" möglich sein. Die schizotheriinen Chalicotheriiden haben eine anders gebaute Tibia, die den Verhältnissen quadrupeder Perissodactyla weitgehend angenähert ist. Die Tibia von *Moropus* ist schlank, zeigt keine auffällige Torsion oder Verbreiterung der Gelenkenden (Holland & Peterson, 1914, Taf. 71) und die beschädigte Tibia von *Ancylotherium* (Gaudry, 1862, Taf. XX) verhält sich ähnlich. Vergleichbar ist die Tibia von *Chalicotherium* besonders hinsichtlich ihrer Torsion, mit dem Höhlenbären. Die niedrige Umrißform des proximalen Endes in antero-posteriorer Richtung erinnert an große Anthropomorpha (*Gorilla*). Die Ontogenese ist in allen Stadien, vom frühjuvenilen an, belegt und es ist bemerkenswert, daß die Torsion stets vorhanden ist und in frühen Stadien eher größer ist als bei adulten Tibien. — Ebenso wie beim Femur scheint auch die Form der Tibia auf eine große Belastung durch das Körpergewicht hinzuweisen.

Fibula. Dieser mit der Tibia oft durch Koossifikation verbundene Knochen nimmt eine ähnliche morphologische Sonderstellung ein. Dem entsprechend ist er relativ kurz und sein auffälligstes Merkmal ist eine starke nach lateral gerichtete Krümmung des Schaftes. Die Fibula bildet mit der Tibia ein breites Spatium interosseum. Dieses Verhalten ist unter Perissodactyla ziemlich alleinstehend (exkl. „Teleoceratinen") und läßt sich auch nicht

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mit den vielen Huftieren vergleichen, bei denen eine Reduktion der Fibula stattgefunden hat. Auch bei *Moropus* ist die mehr minder stabförmige Fibula der Tibia nahe angelagert. Für gute quadrupede Läufer unter den Huftieren ist die Reduktion der Fibula kennzeichnend. Die Verhältnisse bei *Chalicotherium* müssen als ursprünglich gedeutet werden und erinnern an *Bradypus*. Auch große Anthropomorphe (*Gorilla*) haben ein relativ großes Spatium interosseum, aber eine geradegestreckte Fibula.

Tarsus. Wesentlich für die Form der Fußwurzel ist die medio-lateral verlängerte niedrige Doppelrolle des Astragalus. Sie hat weder unter Chalicotheriiden noch unter Perissodactyla überhaupt ein unmittelbares Gegenstück. Immerhin gibt es eine ähnliche Verbreiterung des Astragalus und des Sprunggelenkes bei sehr großen Brontotheriiden („graviportal type" bei OSBORN, 1929) und auch bei fossilen Rhinocerotiden (*Teleoceras*). Diese Verbreiterung des Sprunggelenkes im Zusammenhang mit der Verstärkung des Skelettes der Hinterextremität deutet auf eine besondere Belastung dieser Region. Die Ontogenese dieses Knochens ebenso wie der Calcaneus zeigt, daß die medio-laterale Verbreiterung erst spät erworben wurde. Der Astragalus des untermiozänen *Ch. rusingense* aus Ostafrika läßt noch deutlich die primitiveren Proportionen erkennen (BUTLER, 1965, Fig. 13). — Auch der Calcaneus ist durch die starke Verbreiterung seiner sustentacularen Region gekennzeichnet. Ein weiteres Charakteristikum dieses Knochens ist sein auffallend langes, stielförmiges Tuber. Dieses läßt auf eine kräftige Wadenmuskulatur schließen (Strecker bzw. Beuger des Sprung- und Kniegelenkes). Sowohl Astragalus wie Calcaneus der Schizotheriinen zeigen eine geringere Verbreiterung und ein Verhalten, das anderen quadrupeden Perissodactylen sehr angenähert ist. Auch in Form und Zahl der Fazetten für andere Tarsalelemente bestehen Unterschiede. — Das flache, plattenförmige Ectocuneiforme (Tarsale III) von *Chalicotherium* hat einige Ähnlichkeit mit *Moropus*, hat aber sonst fast keine Entsprechung unter Perissodactylen und anderen Huftieren (einige Ähnlichkeit mit *Teleoceras*). — Das Naviculare von *Chalicotherium* ist eine eigenartige, ziemlich dünne, konkav gekrümmte Knochenlamelle. Die Konkavität umfaßt den Astragalus von unten. Distal artikuliert das Naviculare mit einer Hälfte auf dem Ectocuneiforme, mit der anderen unmittelbar auf dem Metatarsale II. Diese Deutung ist aufgrund sehr eingehender Untersuchungen der Artikulationsverhältnisse gefunden worden, würde aber bedeuten, daß bei *Chalicotherium* das Mesocuneiforme fehlt! Tatsächlich ist unter dem großen Material auch kein einziger Knochen, der als Meso-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

duneiforme bestimmt werden könnte. Auch für die konkave Lamellenform des Naviculare konnte unter den Huftieren keine Entsprechung gefunden werden. Einige Ähnlichkeit zeigen Brontotheriiden (*Brontops*), während das Naviculare der Schizotheriinen eine mehr minder gerade Knochenplatte bildet und keine Beziehungen zeigt.

Metatarsus. Die Metatarsalia (II, III, IV), von etwa prismatischer Form, haben dasselbe Längenverhältnis wie die Metacarpalia (Mt II am kürzesten, Mt IV am längsten). Die distale Rolle trägt auf der Hinterseite ausgeprägte Kiele mit verhältnismäßig großen Sesambeinen. Mit *Ch. rusigense* aus dem Untermiozän Ostafrikas (Butler, 1965) besteht, abgesehen von dessen kleineren Dimensionen, weitgehende Ähnlichkeit. Die Metatarsalia von *Moropus* und *Ancylotherium* sind jedoch schlanker und zeigen andere Größenverhältnisse. Der Mittelstrahl ist hier, dem normalen Verhalten der Perissodactylen entsprechend, der längste (bei *Moropus* Mt III und IV fast gleich lang). Für den Metatarsus von *Chalicotherium* ergeben sich sonst keine Ähnlichkeiten mit fossilen und rezenten Huftieren. Die sehr massive und gedrungene Gestalt der Metatarsalia weist auf eine starke Belastung dieser Region.

Phalangen. Während für die Hand, abgesehen von vollständigen Sätzen von Metacarpalia, keine zusammenhängenden Funde vorliegen, existiert vom Fuß ein Situsfund. Dieser ermöglicht eine eindeutige topographische Bestimmung der Phalangen, erleichterte auch die Lokalisierung der Phalangen der Hand, und ermöglicht auch eine genaue Bestimmung aller Sesambeine des Fußes. Die Phalangen des Fußes sind kleiner, breiter und niedriger als jene der Hand. Die gespaltenen Endphalangen sind gedrungener als jene der Hand, liegen mit einer relativ breiten Fläche dem Boden auf und haben mehr den Charakter von Hufen.

Bau und Funktion der Hinterextremität. Alle Elemente der Hinterextremität sind, wie oben ausgeführt, durch massive Plumpheit ausgezeichnet und erscheinen für starke Belastung durch das Körpergewicht besonders geeignet. Es steht dies im Einklang mit verschiedenen Merkmalen des Skelettes, die eine oft geübte Aufrichtung des Körpers wahrscheinlich machen Die Stellung des Femurs muß etwas nach außen gerichtet gewesen sein. Ebenso das Kniegelenk mit dem nach außen gedrehten proximalen Ende der Tibia. Das distale Ende der Tibia nahm dagegen wieder eine transversale Stellung ein und ermöglicht so eine nach vorne gerichtete normale Schreitstellung des Fußes.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Für diesen ergibt sich aus dem Situsfund und mehreren Situsfunden einzelner Strahlen eindeutig eine semidigitigrade Haltung. Die Phalangen bilden ein Gewölbe, wobei die Basis der Endphalanx und das proximale Ende der Grundphalanx dem Boden aufliegt. Auch die Metatarsalia berührten mit ihrem verhältnismäßig großen Sesambeinen den Boden. Während die Hand infolge der 90° Torsion des Radius keinesfalls in einer Schreitstellung dem Boden aufgesetzt werden konnte, ist dies beim Fuß möglich. Auch das eigenartige Längenverhältnis der Metatarsalia ist dabei kein Hindernis, wenn man ihnen eine leichte Spreiz- und Kulissenstellung zubilligt. Die Gelenkpfannen der Grundphalangen erfordern eine etwa 60° nach hinten geneigte Stellung der artikulierenden Metatarsalia. Da die artikulierenden Phalangen der Situsfunde kaum eine Scharnierbewegung gestatten, ist es wahrscheinlich, daß der Fuß auch durch eine Art Sohlenpolster gestützt und verstärkt war. Für die Hufe des Fußes ist keine spitze Krallenform, sondern ein wohl seitlich komprimierter, aber vorne abgerundeter Hornschuh wahrscheinlich. Damit würde sich aber auch jede scharrende oder grabende Funktion der Hinterextremität weitgehend erledigen. Auf die Streck- und Beugemuskulatur des Unterschenkels wurde schon oben hingewiesen (Calcaneus, Tibia). Auch die sehr große Patella wäre in diesem Zusammenhang zu erwähnen. — Sowohl der Bau der Vorder- wie der Hinterextremität wurde an montierten Modellen studiert.

Skelettrekonstruktion und Lebensbild

Gestützt auf die Untersuchung und Beschreibung der einzelnen Skelettelemente wurde die Rekonstruktion des Skelettes (Abb. 1) ausgeführt. Die Proportionen konnten dabei anhand des berühmten Skelettfundes aus Sansan in Paris überprüft und berichtigt werden. Eine kleine Abweichung ergab sich nur insoferne, als der Radius des Neudorfer Materials im Verhältnis zum Humerus etwas länger war als bei dem erwähnten Skelett. Es mag sich dabei um eine Erscheinung im Rahmen der individuellen Variabilität handeln, wie sich auch in der Morphologie der einzelnen Skelettelemente bei *Chalicotherium* oft eine sehr weite Variabilität herausgestellt hat. Für die Stellung des Tieres wurde die hier abgebildete (Abb. 1) als die wahrscheinlichste gehalten. Sie ist mit einer weitgehenden Aufrichtung des Körpers verbunden bei gleichzeitiger Belastung der Lendenwirbelsäule und der Hinterextremität. Darüber hinaus wird es aber auch für sehr wahrscheinlich gehalten, daß sich *Chalicotherium* auch sitzend

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

aufrichten konnte, woraus sich das große Tuber ischii erklären würde. Auch eine gelegentliche quadrupede Stellung mit abgewinkeltem Ellbogengelenk wird für möglich gehalten, wobei die Hand nur mit der Außenkante des IV. Strahles den Boden berühren konnte und die „Krallen" nach innen eingeschlagen waren. Alle diese hier diskutierten Stellungen weichen vom Habitus quadrupeder Perissodactyla, einschließlich der schizotheriinen Chalicotheriiden (*Moropus*), weit ab. Diese Sonderstellung von *Chalicotherium* ist in den Körperproportionen metrisch faßbar (Brachial-, Crural-, Intermembral-Index). Als besonders auffällig und aufschlußreich erweist sich der Intermembral-Index, der mit einem Wert von 144 hoch über den Zahlen quadrupeder

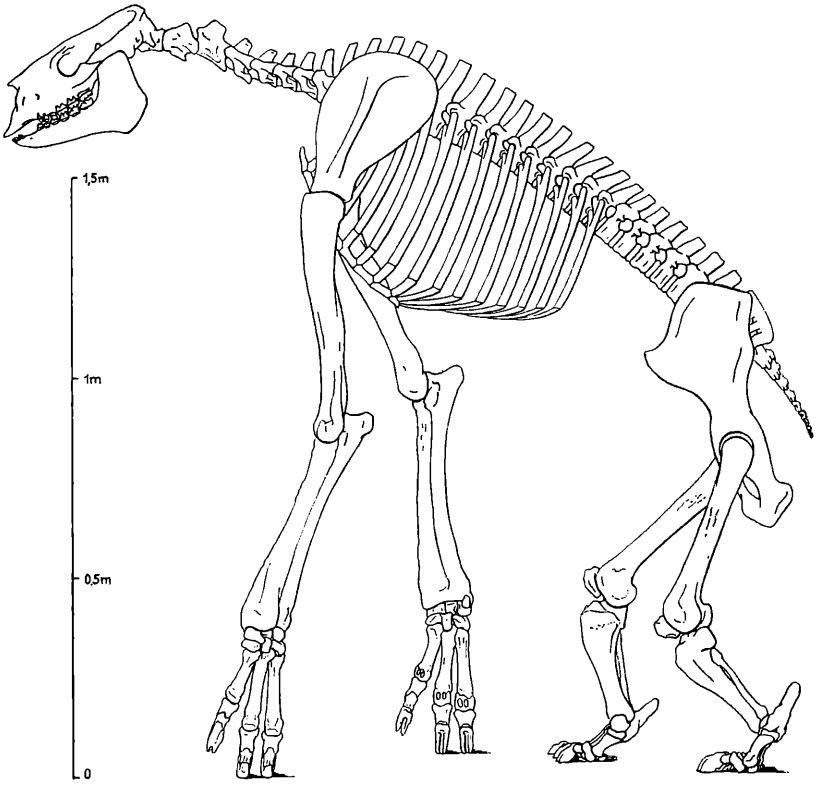

Abb. 1. *Chalicotherium grande* Blainv. Skelettrekonstruktion.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Huftiere (*Moropus* = 104) gelegen ist und mit den Zahlen brachiatorischer Anthropomorphen verglichen werden kann. Über die Lebensweise von *Chalicotherium* ist in der Literatur vielfach diskutiert worden. GAUDRY äußerte sich bereits in einer für seine Zeit sehr scharfsinnigen Weise über die Lebensweise der Chalicotheriiden, die er noch für Edentaten hielt und von denen überhaupt noch keine zusammenhängenden Skelettfunde bekannt waren (*Chalicotherium*-Skelett von Sansan und Skelette von *Moropus* noch unbekannt). Er erkannte den grundlegenden Unterschied zwischen „Macrotherium" (= *Chalicotherium*) und *Ancylotherium*. Er hielt für *Chalicotherium* ein Klettern auf Bäume für möglich, während er *Ancylotherium* richtig als quadrupedes Schreittier der Berge und Ebenen von Attika erkannte (1862, S. 137—140). Die Überlegungen von ABEL (1920) waren durch unklare Vorstellungen über die systematischen Beziehungen zwischen *Ancylotherium* (bei ABEL „Chalicotherium") und *Chalicotherium* (bei ABEL „Macrotherium") belastet. *Ch. goldfussi* KAUP betrachtete er mit „Chalicotherium" (= *Ancylotherium*) *pentelicum* GAUDRY et LARTET für gattungsgleich. ABELS Meinung über die grabende Nahrungssuche von *Ancylotherium* (und *Ch. goldfussi*) ist verschiedentlich kritisiert worden (u. a. SCHAUB 1943). Seine Vorstellungen über die Lebensweise von *Chalicotherium* (= „Macrotherium") kommen dagegen der hier vorgetragenen Auffassung weitgehend nahe. Er hielt *Chalicotherium* für einen Waldbewohner, dessen „Krallen der Hand" wahrscheinlich nur zum Herabbiegen und Erfassen der Zweige dienten (ABEL, 1920, S. 60). Auch seine aufgrund des Skelettes aus Sansan entworfene Rekonstruktion hat viel Ähnlichkeit mit dem Lebensbild, das sich aus der Bearbeitung des Neudorfer Materials ergeben hat. — Aus den zahlreichen Stellen in der Literatur, die auf die vermutliche Lebensweise von Chalicotheriiden Bezug haben, seien hier nur einige wichtige herausgegriffen.

BORISSIAK (1945) hat über die Lebensweise des schizotheriinen Chalicotheriiden *Borissiakia betpakdalensis* (FLEROV) eine Meinung vertreten, die in diesem Zusammenhang sehr von Interesse ist. Er zeichnet das große Tier auf die Hinterbeine aufgerichtet mit den langen Vorderextremitäten gegen einen Baumstamm gestemmt mit zurückgebeugtem Kopf in den Zweigen äsend. Dieser Gedanke läßt sich mit den Untersuchungen von SCHAUB (1943, S. 36) über die Hand von *Ancylotherium* vereinbaren, der an eine Hakenfunktion zum Abreißen von Ästen, Entwurzeln kleiner Bäume u. dgl., jedoch an keine Grabfunktion denkt. Auch eine gelegentliche Aufrichtung auf die Hinterbeine hielt SCHAUB (l. c.) für

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wahrscheinlich. Zuletzt hat sich von Koenigswald (1955, S. 112) über *Chalicotherium* geäußert, in dem Sinne, daß es sich oft „auf die Hinterbeine gesetzt und die langen Klauen in die Kronen der Bäume eingeschlagen hat, um auf diese Weise gemütlich zu äsen" Diese Vorstellung deckt sich weitgehend mit den hier vorgetragenen Untersuchungs-Ergebnissen. Diese seien hier, soweit sie auf die Körperhaltung und Lebensweise von *Chalicotherium* Bezug nehmen, kurz wiederholt.

Der Occipitalwinkel des Schädels deutet auf eine mehr minder horizontale Schädelhaltung. Die Ausbildung der Halswirbel macht eine aufrechte Haltung des Halses wahrscheinlich. Die breiten Körper der Lendenwirbel lassen auf eine starke Belastung dieser Region bei Aufrichtung des Körpers schließen. Alle Merkmale der Knochen der Hinterextremität weisen auf eine besondere Belastung dieser Region bei Aufrichtung des Rumpfes. Der Bau des Fußes mit mehr minder unbeweglichen Hufen läßt nicht auf eine grabende Funktion schließen. Die Vorderextremität erinnert in manchen Merkmalen des Humerus und in den Gesamtproportionen des Skelettes an brachiatorische Primaten. Der Humerus zeigt auch entfernte Ähnlichkeit mit jenem der Bären. Die Torsion des Radius fixiert die Hand mit der Dorsalseite nach außen und ermöglicht nur ein Aufsetzen der eingeschlagenen großen Endphalangen mit ihrer Dorsalseite. Diese Stellung der Hand ist für eine wirksame grabende Funktion ungünstig und schließt auch eine starke Belastung durch das Körpergewicht aus.

Aus allen diesen Verhalten ergibt sich die Skelett-Rekonstruktion, die auf Abb. 1 dargestellt ist, als wahrscheinlichste und häufig geübte Körperhaltung. Diese Skelettrekonstruktion bildet die Grundlage, nach der vom Präparator D. Oppliger im Naturhistorischen Museum in Basel unter Beratung von O. Garraux und des Verfassers ein gut gelungenes plastisches Lebensbild (Abb. 2) modelliert wurde. Eine gelegentlich geübte quadrupede Stellung mit einer im Ellbogengelenk gebeugten Haltung der Vorderextremität und Aufsetzen der Hand mit der Außenkante des IV. Strahles kann nicht ausgeschlossen werden. Vollkommen unmöglich ist jedoch die normale Schreitbewegung mit volar dem Boden aufgesetzter Hand. — Es ist sehr wahrscheinlich, daß *Chalicotherium* sich auf die Hinterbeine aufrichten oder auch sitzen konnte (vgl. große Tubera ischii). Die Form des Schultergelenkes ermöglichte eine ausholende Hakenbewegung des Armes und der Hand auch über dem Kopf. Auf diese Art war es dem Tier möglich, belaubte Äste, vielleicht auch Früchte, aus größerer Höhe herabzuziehen und daran zu äsen. Das niedrigkronige Gebiß

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 2
Chalicotherium grande BLAINV. Plastische Rekonstruktion, ausgeführt von D. OPPLIGER (Naturhist. Museum Basel) aufgrund der Skelettrekonstruktion (Abb. 1) mit Beratung von O. GARRAUX und H. ZAPFE. Aufbewahrt im Naturhistorischen Museum in Basel.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

entspricht eher einer weichen Pflanzennahrung (Laubäser) und wäre für eine mit Erde vermischte, aus dem Boden gegrabene Nahrung (ABEL, 1920) durchaus ungeeignet.

So bietet das *Chalicotherium* das Bild eines plumpen Tieres von bedeutender Größe, das sich langsam im Wald zwischen den Bäumen bewegte und seine Pflanzennahrung suchte. Sosehr dieses ganz aberrante Huftier mit verschiedenen Spezialisationen, besonders im Hand- und Fußbau, behaftet war, die im erreichten stammesgeschichtlichen Stadium nicht mehr zweckmäßig waren, so war es doch in seinem Biotop im Miozän durchaus lebensfähig. Die Plumpheit und das Unvermögen, rasch zu laufen, waren durch eine Reihe von Vorteilen ausgeglichen. Durch die Fähigkeit, sich aufzurichten und mit den Armen hinaufzulangen, stand für die Ernährung gewissermaßen ein zweites Stockwerk zur Verfügung, das anderen Pflanzenfressern dieses Biotops nicht erreichbar war. Es gab noch keine großen Boviden oder Giraffen. Die Konkurrenz der Proboszidier mag nicht von wesentlicher Bedeutung gewesen sein, da diese mehr den feuchten, *Chalicotherium* eher den trockenen Waldbiotop bevorzugten. Auch enthielt die zeitgenössische Fauna noch keine überlegenen Großraubtiere. Außerdem ist anzunehmen, daß sich das aufgerichtete Tier mit den Vorderextremitäten wirksam wehren konnte. So brauchte das plumpe Tier keinen wirklich gefährlichen Gegner fürchten. Im Pannonien (Pliozän) hat sich diese Situation grundlegend gewandelt und *Chalicotherium* verschwindet mit Ende des Pontien aus Europa.

Wenn es auch nicht möglich ist, das ungewöhnlich häufige Vorkommen von *Chalicotherium grande* in der Spalte von Neudorf ganz zu enträtseln, so scheinen doch einige Ursachen mit einiger Sicherheit geklärt. Das verhängnisvolle Höhlensystem mit der Einsturzfalle muß mitten im Lebensraum des *Chalicotherium* gelegen gewesen sein. In den Wäldern muß nach Funden im Spalteninhalt (Samen) der Zürgelbaum *Celtis* eine Rolle gespielt haben. Die Tiere stürzten wahrscheinlich auf der Wassersuche ab (ZAPFE, 1954a). In diesem Zusammenhang sind die zahlreichen juvenilen und frühjuvenilen Individuen von diesem Fundort von Interesse. Früheste Stadien mögen als Foeten im Leib der Muttertiere in die Spalte gelangt sein. Juvenile Tiere vorgeschritteneren Alters mögen in Begleitung der Alttiere verunglückt sein. Wie aber gelangten Kleintiere etwa von der Größe eines Hündchens in die Spalte, von denen man annehmen muß, daß sie sich im unwegsamen Gelände noch nicht selbständig bewegen konnten? Hier ist der Gedanke naheliegend, daß diese Kleintiere,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

am Fell der Muttertiere angeklammert, von diesen getragen wurden. Da *Chalicotherium* eine Reihe von Merkmalen aufweist, die unter Huftieren alleinstehen, so darf diese Vermutung hier ausgesprochen werden. Es wäre dies eine weitere Besonderheit, die Chalicotherium mit Edentaten vergleichbar hätte (vgl. Krieg & Rahm, 1961).

Im Anhang sei hier erwähnt, daß -abgesehen von sehr vereinzelten abnormen Abkauungen der Backenzähne und einer Zwillingsbildung (I_{1-2}) - keinerlei pathologische Befunde festgestellt werden konnten. - Ein allerdings nur geringer Sexualdimorphismus konnte auf statistischem Wege wahrscheinlich gemacht werden.

Überlegungen zur stammesgeschichtlichen Stellung von *Chalicotherium*

Während bei vielen älteren Autoren über die gegenseitigen systematischen und stammesgeschichtlichen Beziehungen der Chalicotheriiden noch unklare Vorstellungen herrschten (s. oben), ist die Zweiteilung in die zwei Stammeslinien der Schizotheriinae und Chalicotheriinae vor allem von von Koenigswald (1932) und Colbert (1935) klar herausgearbeitet worden. Den neuesten Kenntnisstand über die phylogenetische Entwicklung dieser beiden Reihen hat in letzter Zeit Coombs (1974, Fig. 2) in einem Stammbaumschema zusammengefaßt: Aus den Eomoropidae des Eozäns gehen im Oligozän zunächst die Schizotheriinae, repräsentiert durch die Gattung *Schizotherium*, hervor. Hier wurzelt die Stammeslinie aller schizotheriinen Chalicotheriiden, die im afrikanischen Plistozän mit *Ancylotherium* erlischt. Von *Schizotherium* zweigt im Oligozän aber auch die Linie der Chalicotheriinae ab, die im Miozän (bzw. Pannonien) nur durch die Gattung *Chalicotherium* vertreten ist und im Plio-Plistozän Asiens mit *Circotherium* (=*Nestoritherium*) ausstirbt.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen am Skelett von *Chalicotherium grande* sind aber mit einer Ableitung von *Schizotherium* nicht mehr vereinbar. Es darf hier vorweggenommen werden, daß bereits Butler (1965, S. 222) einen „common ancestor of *Chalicotherium* and *Schizotherium*, perhaps in the Lower Oligocene" annimmt. Diese Auffassung läßt sich mit den folgend dargelegten Befunden an *Chalicotherium* besser in Einklang bringen.

Schizotheriinae und Chalicotheriinae sind durch eine Reihe gemeinsamer Merkmale verbunden. Die wesentlichen sind: Schädelform, Gebißcharakter, Form der Halswirbel und Form der Pha-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

langen, bes. der „krallenartigen" Endphalangen. — Es bestehen aber zwischen beiden Gruppen auch sehr gewichtige Unterschiede. Die Schizotheriinae erweisen sich in ihren Skelettmerkmalen als echte quadruped laufende Huftiere, während dies bei *Chalicotherium* durchaus nicht der Fall ist. Vor allem ein Merkmal, das bei der Rekonstruktion von *Chalicotherium* größte Schwierigkeiten bereitete, sei hier hervorgehoben. Es ist das ganz eigenartige Längenverhältnis der Metapodien und der Finger- und Zehenstrahlen. Der mediale II. Strahl ist der kürzeste, der laterale IV der längste. Für den Fuß konnte anhand sorgfältig rekon-

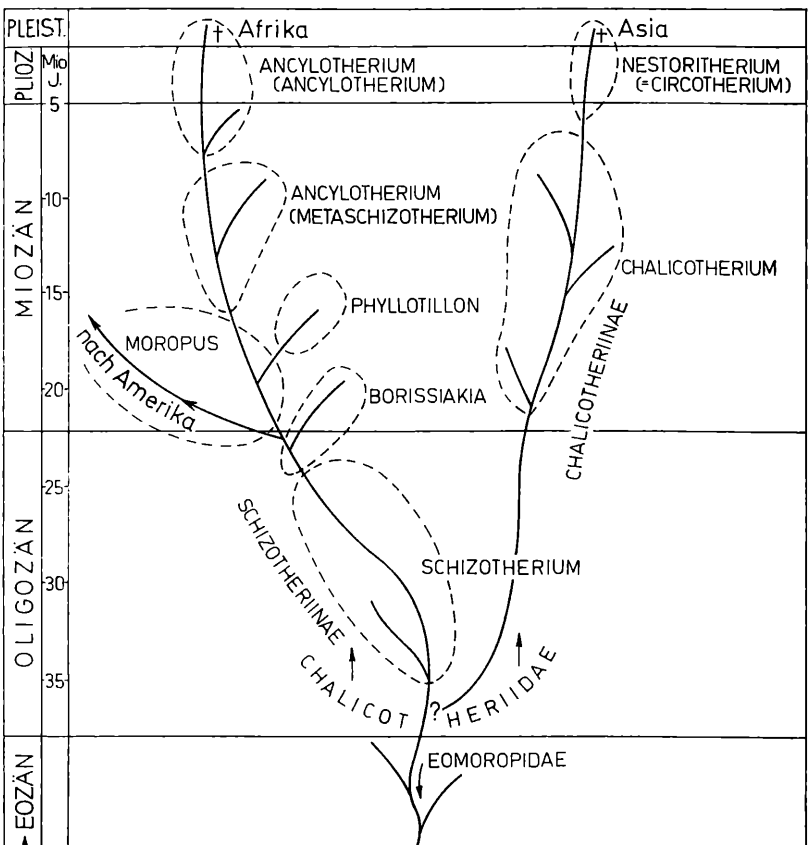

Abb. 3. Entwurf einer Phylogenie der Chalicotheriiden (nach Coombs, 1974, etwas abgeändert)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

struierter Skelett-Modelle festgestellt werden, daß er infolge der Form des distalen Tibia-Gelenkes und der Tibientorsion metatarso-digitigrad aufgesetzt werden konnte. Für die Hand ist das durchaus nicht möglich (vgl. oben Skelettrekonstruktion). Sowohl für den Fuß, wie für die zweifellos nützliche Hakenfunktion der Hand bietet das eigenartige Längenverhältnis der Metapodien keinerlei funktionellen Vorteil. Dieses und besonders die Verhältnisse der Hand lassen sich nur so erklären, daß hier ererbte Merkmale aus früheren phylogenetischen Stadien vorliegen, die irreversibel beibehalten wurden, obwohl sie keinen Zweck mehr erfüllten. Die Verlängerung der Metapodien gegen lateral kommt bei verschiedenen Edentata, aber auch bei *Diprotodon* vor. Sucht man dafür eine Erklärung, so stößt man auf die Hypothesen von Abel (1912, S. 225ff.), der sich ausführlich mit diesen Fragen auseinandersetzte. Er gelangt im wesentlichen zu zwei Möglichkeiten der Erklärung: A. Abstammung von arboricolen zangenkletternden Vorfahren (wird z. B. für *Diprotodon* angenommen) oder B. grabende Funktion der Extremitäten bzw. Abstammung von grabenden Vorfahren (wird z. B. für manche Gravigrada, wie *Mylodon*, vorausgesetzt). Die Annahme eines arboricolen Stadiums in der Stammesgeschichte des Huftieres *Chalicotherium* ist sicherlich sehr ungewöhnlich. Es kann aber darauf hingewiesen werden, daß Scott (1940, S. 726) für den „klauen"-tragenden Paarhufer *Agriochoerus* eine arboricole Lebensweise sehr wohl in Erwägung gezogen hat. Für die Annahme grabender Vorfahren ergibt sich die Schwierigkeit, daß *Chalicotherium* das eigenartige Längenverhältnis auch im Fuß aufweist und eine grabende Funktion der Hinterbeine wenig wahrscheinlich ist.

Eine Entscheidung dieser Fragen könnte natürlich nur die paläontologische Dokumentation der unmittelbaren Vorfahren von *Chalicotherium* bringen. Wenn man eine Erklärung des Hand- und Fußbaus anstrebt, wird man aber diese Alternativen in Erwägung ziehen müssen. Überhaupt scheinen sich, besonders im Bau der Hand, bei *Chalicotherium* die irreversiblen Erwerbungen mehrerer stammesgeschichtlicher Phasen zu überlagern: Die Form der Grundphalangen der Hand entstammt einer quadrupeden Phase mit normaler Belastung der Vorderextremität. Das Längenverhältnis der Metacarpalia und die bei *Chalicotherium* bogenförmig gekrümmten Endphalangen („Klauen") ließen sich mit einem hypothetischen arboricolen oder grabenden Stadium in Beziehung setzen. Die Form der Grundphalangen war hier bereits nicht mehr zweckmäßig. Verschiedene Merkmale, wie die Torsion des Unterarmes und die Ausbildung der Arme für eine

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hakenfunktion, würden dann in die letzte Entwicklungsphase fallen. Hier waren weder die Form der Grundphalangen noch die Längen der Metacarpalia mehr vorteilhaft. — Wie immer man diese Verhältnisse erklären will, so besteht doch kein Zweifel, daß wesentliche Abschnitte in der Stammesgeschichte der Chalicotheriinae, in der diese Merkmalskombination erworben wurde, noch unbekannt geblieben sind.

Betrachtet man die Stammesgeschichte der Schizotheriinae, so bilden sie eine Reihe, die kaum mit Problemen belastet ist. *Schizotherium* im Oligozän ist — soweit bisher bekannt — bereits in allen wesentlichen Merkmalen sehr ähnlich und verwandt (z. B. Bau von Hand und Fuß mit verlängertem Mittelstrahl). Es ist daher nicht wahrscheinlich, daß *Schizotherium* — in wesentlichen Zügen ein „fertiger" Schizotheriine — die Ausgangsform für das hochspezialisierte *Chalicotherium* des Miozäns gewesen ist. *Chalicotherium rusingense* BUTLER aus dem Altmiozän Ostafrikas ist bisher der älteste bekannte Chalicotheriine. Obwohl von *Ch. grande* durch einige primitive Merkmale verschieden, scheint es doch diesem im Körperbau bereits durchaus ähnlich gewesen zu sein (Extremitäten-Knochen bei BUTLER, 1965). Man muß daher große Teile des Oligozäns für die phylogenetische Phase in Anspruch nehmen, in der sich der im Untermiozän bereits vorhandene Typus des *Chalicotherium* mit seinen komplizierten Spezialisationen entwickelt hat (vgl. Abb. 3).

Die Abzweigung von einer gemeinsamen Stammform mit den Schizotheriinae muß daher schon nahe der Basis des Oligozäns erfolgt sein, soferne es nicht einmal möglich sein wird, die Linie der Chalicotheriinae bis zu den Eomoropidae zu verfolgen.

Die Eomoropidae haben sich durch die Untersuchungen von RADINSKY (1964) als wesentlich umfangreicher und formenreicher herausgestellt, als es bisher den Anschein hatte. Wenn auch die bisherigen postcranialen Funde noch keine unmittelbare Verwandtschaft zu späteren Chalicotheriiden zeigen (RADINSKY, 1964, S. 13) und auch durch Spezialisationskreuzungen aus der unmittelbaren Aszendenz ausscheiden müssen, so schließt das keineswegs die Bedeutung der Eomoropiden als Stammgruppe aus. Vielleicht wird die erweiterte Kenntnis dieser Gruppe auch einmal ein Licht auf die Entstehung der so merkwürdigen Spezialisationen der Chalicotheriinae werfen.

Chalicotherium, in seiner Odontologie und Osteologie nunmehr weitgehend bekannt, stellt noch immer einen unter den Huftieren und sogar innerhalb der Chalicotheriiden isoliert stehenden Typus dar.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

Abel, O. (1912): Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. — S. 1—708, 470 Abb., Stuttgart.

— (1920): Studien über die Lebensweise von Chalicotherium. — Acta zoologica *1*, S. 21—60, 14 Abb., Stockholm.

— (1922): Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. — S. 1—643, 507 Abb., 1 Taf., Jena.

Borissiak, A. (1945): The Chalicotheres as a biological type. — Amer. J. of Sci., *243*, pp. 667—679, 4 figs., New Haven.

Butler, P. M. (1965): East African Miocene and Pleistocene Chalicotheres. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology, *10*, pp. 163—237, 26 Figs., London.

Chavanon, S. (1962): Les Chalicotheriidae du Bassin Aquitain. Observations morphologiques, biométriques et éthologiques. — Thèse présenté à la Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux. pp. 1—169, pl. I—LXXXIII, Bordeaux.

Coombs, M. Ch. (1974): Ein Vertreter von *Moropus* aus dem europäischen Aquitanien und eine Zusammenfassung der europäischen Schizotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae). — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *182*, S. 273—288, 3 Taf., 2 Abb., Wien.

Doran, A. H. G. (1876): Morphology of the Mammalian Ossicula auditus. — Trans. Linnean Soc. (Ser. 2), *1*, pp. 371—497, pls. 58—64, London.

Estes, E. (1969): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSSR). Reptilia (Lacertilia). — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *178*, S. 77—82, 2 Taf., Wien.

Falconer, H. (1868): On *Chalicotherium sivalense*. — Pal. Mem., *1*, pp. 208—226, Pl. XVII, London.

Filhol, H. (1891): Études sur les mammifères fossiles de Sansan. — Annales des Sei. géol., *21*, pp. 1—319, pls. I—XLVI, Paris.

— (1894): Observations concernant quelques Mammifères fossiles nouveaux du Quercy. — Annales des Sci. Nat. (Zoologie et Paléontologie), *16* (Schizotherium pp. 141—148), Paris.

Gaudry, A. (1862): Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. — pp. 1—474, pls. 75, Paris.

Herre, W. (1955): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSR). Amphibia (Urodela). — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *164*, S. 783—803, 6 Abb., Wien.

Holland, W. J. & O. A. Peterson (1914): The osteology of the Chalicotherioidea with special reference to a mounted skeleton of *Moropus elatus* Marsh, now installed in the Carnegie Museum. — Mem. Carnegie Mus., *3*, pp. 189—406, pls. 48—77, figs. 1—115, Pittsburgh.

Koenigswald, G. H. R. von (1932): *Metaschizotherium fraasi* n. g. n. sp.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ein neuer Chalicotheriide aus dem Obermiozän von Steinheim a. Albuch (Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens VIII). — Palaeontographica, Suppl. Bd. *8*, S. 1—24, 1 Fig., 3 Taf., Stuttgart.

— (1955): Begegnungen mit dem Vormenschen. — 229 S., 41 Abb., 20 Taf., Düsseldorf und Köln.

KRIEG, H. & U. RAHM (1961): Das Verhalten der Ameisenbären (Myrmecophagidae). — Handb. d. Zool., *8*, 27. Lfg., 10, S. 1—19, 16 Abb., Berlin.

OSBORN, H. F. (1913): *Eomoropus* an American Chalicothere. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., *32*, pp. 261—274, 11 figs., New York.

— (1929): The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. — U. S. Geol. Survey, Monograph, *55*, pp. 1—953, pls. 236, figs. 797, Washington.

RABEDER, G. & F. STEININGER (1975): Die direkten biostratigraphischen Korrelationsmöglichkeiten von Säugetierfaunen aus dem Oligo/Miozän der zentralen Paratethys. — VIth Congress Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, Bratislava 1975, Bratislava.

RADINSKY, L. B. (1964): *Paleomoropus*, a New Early Eocene Chalicothere (Mammalia, Perissodactyla), and a Revision of Eocene Chalicotheres. — Amer. Mus. Novitates, No. 2179, pp. 1—28, Figs. 1—3, New York.

SCOTT, W. B. (1940): Artiodactyla. Part IV in: W. B. SCOTT and G. L. JEPSEN, The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. — Trans. Amer. Philos. Soc., (NS) *38*, pp. 363—746, pls. XXXVI bis LXXVIII, figs. 18, Philadelphia.

SCHAEFER, H. & H. ZAPFE (1971): *Chalicotherium grande* BLAINV. und *Chalicotherium goldfussi* KAUP. Odontologische und osteologische Unterschiede. — Verh. Naturf. Ges. Basel, *81*, S. 157—199, 30 Abb., Basel.

SCHAUB, S. (1943): Die Vorderextremität von *Ancylotherium pentelicum* GAUDRY und LARTET. — Schweizer. Palaeont. Abh., *64*, S. 1—36, 27 Fig., 2 Taf., Basel.

SCHAUB, S. & H. ZAPFE (1953): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSR). Simplicidentata. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *162*, S. 181—215, 5 Abb., 3 Taf., Wien.

STEININGER, F., F. RÖGL & E. MARTINI (1976): Current Oligocene/Miocene biostratigraphic concept of the Central Paratethys (Middle Europe). — Newsl. Stratigr., *4*, pp. 174—202, 3 figs., 1 tab., Berlin-Stuttgart.

VAN DER KLAAUW, C. J. (1931): The Auditory Bulla in some Fossil Mammals. With a General Introduction to this Region of the Skull. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., *62*, pp. 1—352, figs. 18, New York.

WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, O. (1955): Die Fauna der miozänen Spalten-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

füllung von Neudorf an der March (ČSR). Amphibia (Anura) et Reptilia. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *164*, S. 804—815, 2 Taf., Wien.

ZAPFE, H. (1949): Eine mittelmiozäne Säugetierfauna aus einer Spaltenfüllung bei Neudorf an der March (ČSR). — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Jg. 1949, S. 173—181, Wien.

— (1950a): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSR). Chiroptera. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *159*, S. 51—64, 9 Abb., Wien.

— (1950b): dtto. Carnivora. — Ibidem, *159*, S. 109—141, 17 Abb., Wien.

— (1951): dtto. Insectivora. — Ibidem, *160*, S. 449—480, 15 Abb., Wien.

— (1952): *Rhinolophus grivensis* (DEP.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSR). — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Jg. 1952, S. 31—32, Wien.

— (1953): Das geologische Alter der Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSR). — Verh. Geol. Bundesanst., Jg. 1953, S. 195—202, Wien.

— (1954a): Beiträge zur Erklärung der Entstehung von Knochen-Lagerstätten in Karstspalten und Höhlen. — Z. Geologie, Beiheft 12, S. 1—57, 12 Abb., 1 Taf., Berlin.

— (1954b): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSR). Proboscidea. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *163*, S. 71—87, 2 Abb., 2 Taf., Wien.

— (1958): The skeleton of *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis* ZAPFE and HÜRZELER. — Amer. Journ. Phys. Anthropology, N. S. *16*, pp. 441—458, 4 figs., Philadelphia.

— (1960): Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devínská Nová Ves), Tschechoslowakei. Mit Anhang: Der Primatenfund aus dem Miozän von Klein Hadersdorf in Niederösterreich. — Schweizer Palaeont. Abh., *78*, Basel.

— (1970): *Paleptesicus* nom. nov. für „Pareptesicus" (Chiroptera) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSSR). — Anz. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Jg. 1970, S. 93—94, Wien.

ZAPFE, H. & J. HÜRZELER (1957): Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (ČSR). Primates. — Sber. Österr. Akad. Wiss., mathem.-nat. Kl., Abt. I, *166*, S. 113—123, 1 Taf., Wien.

ZEUNER, F. (1935): Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise bei rezenten und fossilen Nashörnern. — Ber. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., *34*, S. 21—72, 8 Taf., Freiburg i. Br.